

- Вехов Н. В. Биология массовых видов ветвистоусых и веслоногих ракообразных в связи с антропогенным воздействием на тундровые водоемы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— М., 1979.— 18 с.
- Вехов Н. В. Биология веслоногих ракообразных тундровых водоемов. 2. Временные водоемы // Биол. науки.— 1980.— № 2.— С. 44—50.
- Вехов Н. В. Фауна и особенности жизненных циклов веслоногих ракообразных подотрядов Cuscloroida и Calanoida арктических и субарктических водоемов Европы // Гидробиол. журн.— 1982.— 18, № 2.— С. 18—25.
- Вехов Н. В. Видовой состав низших ракообразных водоемов Полярного Урала // Биол. ресурсы водоемов Урала, их охрана и рациональное использование. Второе региональное совещ. гидробиологов Урала: Тез докл.— Пермь, 1983.— Ч. 1.— С. 20—22.
- Елина Г. А., Лебедева Р. М. Голоценовая динамика ландшафтных зон северо-запада Европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене.— М.: Наука, 1982.— С. 148—154.
- Зверева О. С. Особенности биологии главных рек Коми АССР в связи с историей их формирования.— Л.: Наука, 1969.— 279 с.
- Никифорова Л. Д. Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока Европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене.— М.: Наука, 1982.— С. 154—162.
- Покровская Т. Н. Некоторые особенности продуцирования и накопления органического вещества в озерах северных ландшафтов // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах.— Новосибирск: Наука, 1975.— С. 90—95.
- Последний ледниковый покров Европы.— М.: Наука, 1977.— 141 с.
- Пырина И. Л., Гецен М. В., Вайнштейн М. Б. Первичная продукция фитопланктона озер Харьейской системы Большеземельской тундры // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры.— Л.: Наука, 1976.— С. 63—76.
- Рылов В. М. Пресноводные Calanoida СССР.— Л.: Главнаука, 1930.— 288 с.
- Филимонова З. И. Низшие ракообразные планктона озер Карелии. Беспозвоночные.— М.; Л.: Наука, 1965.— С. 111—146.
- Ekman S. Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden der Nordschwedischen Hochgebirge // Zool. J. Abstract für Systematik.— 1904.— 21.— S. 1—170.
- Kiefer F. Freilebenden Copepoda.— Binnengewasser, 1978.— Bd. 26, teil 2.— 343 S.
- Nauwerck A. Die verbreitung der Familie Diaptomidae Sars in Nordschweden // Arch. Hydrobiol.— 1980.— 89, N 1/2.— S. 247—264.
- Smirnov S. S. Über einige bemerkenswerte Copepoden aus dem Nordural // Zool. Anz.— 1930.— 87, N 7/8.— S. 159—170.

Всесоюзный НИИ охраны природы
и заповедного дела Госкомприроды СССР (Москва)

Получено 06.01.86

УДК 594.3(477.8)

А. А. Байдашников

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Вертикальная поясность наземной малакофауны более или менее совпадает с вертикальной зональностью растительности. В Карпатах выделяют (Шеляг-Сосонко, Андриенко, 1985) следующие растительные пояса: предгорный пояс (450—550 м) с лесами из дуба обыкновенного и (местами) скального; нижний лесной пояс (до 1200—1300 м) с лесами из бука, пихты (в Закарпатье даже с чистыми бучинами) и выше ели; верхний лесной пояс (до 1500—1600 м) с еловыми лесами; субальпийский пояс (до 1800 м) с кустарниками ольхи зеленой, сосны горной и можжевельника сибирского; пояс альпийских лугов (выше 1800 м). В эту схему мы вложили собственные материалы, полученные на основании изучения наземной малакофауны Украинских Карпат и прилегающих территорий Закарпатья и Прикарпатья в 1982—1983 и 1985—1986 гг. (табл. 1). Литературные данные по вертикальному распределению наземной малакофауны этого региона весьма неполны (Bakowski, 1885).

Лесной тип растительности является основным в Карпатах. Поэтому подавляющее большинство моллюсков, населяющих коренные и условно коренные фитоценозы*, составляют обитатели лесов. Кальце-

* Вторичные растительные формирования населяют синантропы и виды, распространявшиеся из-за образования искусственных редколесий и безлесных площадей (Байдашников, 1985).

фильные скаложилы, обитающие исключительно на сухих безлесных участках известняковых утесов (*Pupilla sterri*, *Truncatellina cylindrica*, *Granaria frumentum*, *Chondrina avenacea*, *Pyramidula rupestris*, *Clausilia dubia* *), встречаются редко и отмечены лишь в некоторых пунктах нижнего и верхнего лесного пояса. В целом они не характерны для малакофауны Украинских Карпат и не проявляют определенной вертикальной приуроченности.

Растительность альпийских лугов за несколько столетий хозяйственной эксплуатации испытала значительные антропогенные перегрузки и почти лишена наземных моллюсков.

Карпатскую лесную малакофауну составляют, главным образом, эндемики Карпат, среднеевропейские горные и европейские лесные моллюски. С высотой роль эндемиков в малакокомплексах возрастает, и наоборот, в предгорьях увеличивается участие некоторых европейских лесных моллюсков, палеарктических и голарктических видов, которые выше в горах встречаются редко или отсутствуют совсем (табл. 1).

Черты вертикальной поясности карпатской малакофауны придает широкий набор моллюсков с определенной вертикальной приуроченностью. Вместе с тем от предгорий до субальпийского пояса распространены интерзональные виды и подвиды (табл. 1: № 21, 28, 30, 31, 41, 43, 53, 66, 68, 77, 83), которые сглаживают черты вертикальной поясности. Однако они составляют незначительную часть малакофауны. Малакокомплексы предгорных лесов с примесью ясеня и ольхи клейкой, произрастающих во влажных и плохо дренируемых понижениях, отличаются наличием следующих видов: № 3, 5, 9, 10, 35, 36, 37, 44, 52, 60, 69, 71, 75, 78 (табл. 1), которые в горных лесах уже не обитают или проникают только во влажные фитоценозы горных долин. Эти же моллюски встречаются в равнинных лесах (равнинные виды). Малакокомплексы предгорных лесов других типов (закарпатские скальнодубовые и прикарпатские буково-дубовые) имеют уже черты горнокарпатской фауны, но включают ряд видов, тяготеющих в вертикальном распространении к предгорьям (табл. 1: № 6, 14, 24, 26, 56, 73, а для Закарпатья также 16, 32, 84). Их популяции нередко встречаются и выше — в лесах нижнего лесного пояса. Вертикальная приуроченность отдельных видов, как и вообще вертикальная поясность карпатской малакофауны, не имеет четких границ (см. дальше), и некоторые моллюски, характерные для предгорий, местами проникают также в выше расположенные леса. Кроме того, вырубка лесов и высокие антропогенные нагрузки привели к исчезновению некоторых из этих моллюсков во многих местах предгорной зоны. Теперь они стали там редкими, и их разрозненные популяции чаще можно обнаружить в выше расположенных лесах, где меньше хозяйственная деятельность человека.

Для нижнего лесного пояса не отмечено свойственных только ему видов. Здесь распространено множество моллюсков, общих с предгорной зоной (см. табл. 1). Многие из них повсеместно встречаются в широколиственных и смешанных (елово-пихтово-буковых) лесах нижнего пояса, поднимаясь до ельников. Однако часть этих общих с предгорьями моллюсков (табл. 1: № 7, 40, 55, 62, 76, 85) распространена только в полосе широколиственных лесов. Малакокомплексы смешанных лесов еще включают виды, общие с ельниками, которые можно назвать полувисокотными (табл. 1: № 15, 47, 54, 74, 81). К ним близки по своему вертикальному распространению бореальные виды (табл. 1: № 13, 39). Через леса нижнего пояса до ельников протягиваются в виде узких полос вдоль многочисленных горных рек и потоков фитоценозы горных долин — сероольшаники и заросли подбела судетского, которые населяют влаголюбивые малакокомплексы. Они образованы моллюсками с

* *Clausilia dubia*, в отличие от других видов этого малакокомплекса, иногда встречается в лесных условиях.

Т а б л и ц а 1. Вертикальное распределение наземных моллюсков Карпат

| Виды и подвиды | Леса юго-западного макросклона | | | | | Растительность субальпийского пояса | Леса северо-восточного макросклона | | | |
|---------------------------------------|--------------------------------|---|-------------|---|--------------|-------------------------------------|------------------------------------|-------------|-----------------------|---|
| | предгорья Закарпатья | | нижний пояс | | верхний пояс | | верхний пояс | нижний пояс | предгорья Прикарпатья | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | | | | | | 5 |
| 1. <i>Acicula parcelineata</i> | | | | | | | | | | |
| 2. <i>A. polita</i> | | | | | | | | | | |
| 3. <i>Carychium minimum</i> | | | | | | | | | | |
| 4. <i>C. tridentatum elongatum</i> | | | | | | | | | | |
| 5. <i>Cochlicopa lubrica</i> | | | | | | | | | | |
| 6. <i>Sphyradium doliolum</i> | | | | | | | | | | |
| 7. <i>Argna bielzi</i> | | | | | | | | | | |
| 8. <i>Acanthinula aculeata</i> | | | | | | | | | | |
| 9. <i>Vertigo substriata</i> | | | | | | | | | | |
| 10. <i>V. pusilla</i> | | | | | | | | | | |
| 11. <i>V. modesta alpestris</i> | | | | | | | | | | |
| 12. <i>Columella edentula</i> | | | | | | | | | | |
| 13. <i>C. columella</i> | | | | | | | | | | |
| 14. <i>Merdigera obscura</i> | | | | | | | | | | |
| 15. <i>Ena montana</i> | | | | | | | | | | |
| 16. <i>Chondrula bielzi</i> | | | | | | | | | | |
| 17. * <i>Serrulina serrulata</i> | | | | | | | | | | |
| 18. <i>Cochlodina orthostoma</i> | | | | | | | | | | |
| 19. <i>C. laminata</i> | | | | | | | | | | |
| 20. <i>Ruthenica filograna</i> | | | | | | | | | | |
| 21. <i>Macrogastera tumida</i> | | | | | | | | | | |
| 22. <i>M. latestriata latestriata</i> | | | | | | | | | | |
| 23. <i>Clausilia cruciata</i> | | | | | | | | | | |
| 24. <i>C. pumila pumila</i> | | | | | | | | | | |
| 25. <i>C. dubia</i> | | | | | | | | | | |
| 26. <i>Laciniaria plicata</i> | | | | | | | | | | |
| 27. <i>Pseudalinda fallax</i> | | | | | | | | | | |
| 28. <i>P. stabilis</i> | | | | | | | | | | |
| 29. <i>Vestia elata</i> | | | | | | | | | | |
| 30. <i>V. gulo</i> | | | | | | | | | | |
| 31. <i>V. turgida turgida</i> | | | | | | | | | | |
| 32. <i>V. turgida procera</i> | | | | | | | | | | |
| 33. * <i>V. turgida elongata</i> | | | | | | | | | | |
| 34. <i>Bulgarica cana</i> | | | | | | | | | | |
| 35. <i>Succinea putris</i> | | | | | | | | | | |
| 36. <i>Succinella oblonga</i> | | | | | | | | | | |
| 37. <i>Oxyloma elegans</i> | | | | | | | | | | |
| 38. <i>Punctum pygmaeum</i> | | | | | | | | | | |
| 39. * <i>Discus rudersatus</i> | | | | | | | | | | |
| 40. <i>D. perspectivus</i> | | | | | | | | | | |
| 41. <i>Arion subfuscus</i> | | | | | | | | | | |
| 42. <i>A. silvaticus</i> | | | | | | | | | | |
| 43. <i>Euconulus fulvus</i> | | | | | | | | | | |
| 44. <i>Vitrina pellucida</i> | | | | | | | | | | |
| 45. <i>Semilimax semilimax</i> | | | | | | | | | | |
| 46. <i>S. Kotulai</i> | | | | | | | | | | |
| 47. <i>Eucobresia nivalis</i> | | | | | | | | | | |
| 48. <i>Vitrea diaphana diaphana</i> | | | | | | | | | | |
| 49. * <i>V. diaphana erjavecii</i> | | | | | | | | | | |
| 50. <i>V. transsylvanica</i> | | | | | | | | | | |
| 51. <i>V. crystallina</i> | | | | | | | | | | |
| 52. <i>Nesovitrea hammonis</i> | | | | | | | | | | |
| 53. <i>Aegopinella pura</i> | | | | | | | | | | |
| 54. <i>A. nitens</i> | | | | | | | | | | |
| 55. <i>A. epipedostoma juncta</i> | | | | | | | | | | |
| 56. <i>Oxychilus glaber striarius</i> | | | | | | | | | | |
| 57. <i>O. depressus</i> | | | | | | | | | | |
| 58. <i>O. orientalis</i> | | | | | | | | | | |
| 59. <i>Carpathica calophana</i> | | | | | | | | | | |
| 60. <i>Zonitoides nitidus</i> | | | | | | | | | | |

Продолжение таблицы 1

| Виды и подвиды | Леса юго-западного макросклона | | | | | Растительность субальпийского пояса | Леса северо-восточного макросклона | | | |
|----------------------------------------|--------------------------------|----|-------------|----|--------------|-------------------------------------|------------------------------------|-------------|-----------------------|----|
| | предгорья Закарпатья | | нижний пояс | | верхний пояс | | верхний пояс | нижний пояс | предгорья Прикарпатья | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | | | | | | 5 |
| 61. <i>Deroceras rodnae</i> | | | | | | | | | | |
| 62. <i>D. moldavicum</i> | | | | | | | | | | |
| 63. <i>D. occidentale</i> | | | | | | | | | | |
| 64. <i>Lehmannia marginata</i> | | | | | | | | | | |
| 65. <i>L. macroflagellata</i> | | | | | | | | | | |
| 66. <i>Limax cinereoniger</i> | | | | | | | | | | |
| 67. * <i>L. bielzi</i> | | | | | | | | | | |
| 68. <i>Bielzia coerulans</i> | | | | | | | | | | |
| 69. <i>Bradybaena fruticum</i> | | | | | | | | | | |
| 70. * <i>Plicutaria lubomirskii</i> | | | | | | | | | | |
| 71. <i>Trichia hispida</i> | | | | | | | | | | |
| 72. * <i>T. villosula</i> | | | | | | | | | | |
| 73. <i>T. bielzi</i> | | | | | | | | | | |
| 74. <i>Edentiella bakowskii</i> | | | | | | | | | | |
| 75. <i>Perforatella bidentata</i> | | | | | | | | | | |
| 76. <i>P. diboethron</i> | | | | | | | | | | |
| 77. <i>Monachoides vicina</i> | | | | | | | | | | |
| 78. <i>Pseudotrachia rubiginosa</i> | | | | | | | | | | |
| 79. <i>Prostenomphalia carpathica</i> | | | | | | | | | | |
| 80. <i>Faustina faustina</i> | | | | | | | | | | |
| 81. <i>Arianta arbustorum</i> | | | | | | | | | | |
| 82. <i>A. aethiops petrii</i> | | | | | | | | | | |
| 83. <i>Isognomostoma isognomostoma</i> | | | | | | | | | | |
| 84. <i>Drobacia banatica</i> | | | | | | | | | | |
| 85. <i>Helix pomatia</i> | | | | | | | | | | |
| Всего видов и подвидов | 30 | 57 | 58 | 51 | 28 | 20 | 29 | 54 | 56 | 61 |
| эндемиков | 5 | 21 | 23 | 16 | 12 | 11 | 13 | 19 | 21 | 20 |
| среднеевропейских горных | 2 | 10 | 8 | 8 | 4 | 2 | 4 | 8 | 8 | 9 |
| европейских лесных | 12 | 19 | 20 | 20 | 7 | 4 | 7 | 19 | 21 | 21 |
| палеарктических и голоарктических | 11 | 6 | 7 | 7 | 5 | 3 | 5 | 8 | 6 | 11 |
| эвксинских | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — |

Примечания. В табл. 1 и 2 даны следующие обозначения: 1 и 10 — леса из обыкновенного дуба; 2 — из скального дуба; 3 — буковые леса; 4 и 8 — елово-пихтово-буковые; 5 и 7 — еловые; 9 — пихтово-буковые; 6 — растительность субальпийского пояса; звездочкой обозначены виды и подвиды с локальным распространением и указаны для тех типов леса, где они обнаружены; вопросительным знаком отмечено распространение в Закарпатье видов, известных по литературным данным (Traxler, 1894).

различной вертикальной приуроченностью — отдельные субинтерзональные (табл. 1: № 4) и интерзональные моллюски (№ 21, 28, 30, 38, 41, 43), полуввысокогорные, бореальные и некоторые равнинные виды (№ 5, 9, 10, 36, 44). Ближе к предгорьям во влаголюбивых малакокомплексах выпадают бореальные и частично полуввысокогорные виды (№ 13, 15, 39, 54, 81), но появляется больше равнинных (№ 12, 35, 60, 71, 75).

Малакокомплексы верхнего лесного пояса представлены рядом характерных видов (табл. 1: № 23, 46, 63, 79, 82). Нередко некоторые из них (№ 23, 46, 63) населяют также смешанные леса, образуя переходные малакокомплексы.

Малакокомплексы субальпийского пояса представляют виды и подвиды, общие с ельниками.

Степень сходства малакофауны разных типов леса продемонстрирована в табл. 2, из которой следует, что лесные малакокомплексы предгорий и нижнего лесного пояса весьма близки между собой (значения

Таблица 2. Сходство малакофауны разных типов лесной растительности

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | |
|----|----|----|----|----|----|-----|-----|----|----|----|
| 1 | 30 | 80 | 73 | 67 | 28 | 20 | 28 | 60 | 73 | 97 |
| 2 | 55 | 57 | 81 | 72 | 46 | 35 | 45 | 67 | 75 | 88 |
| 3 | 50 | 80 | 58 | 90 | 68 | 65 | 66 | 85 | 93 | 81 |
| 4 | 49 | 68 | 84 | 51 | 86 | 80 | 83 | 96 | 94 | 78 |
| 5 | 28 | 31 | 44 | 61 | 28 | 100 | 100 | 89 | 75 | 46 |
| 6 | 16 | 18 | 33 | 45 | 83 | 20 | 100 | 85 | 70 | 40 |
| 7 | 27 | 30 | 44 | 60 | 98 | 82 | 29 | 90 | 76 | 45 |
| 8 | 43 | 65 | 82 | 91 | 61 | 46 | 87 | 54 | 91 | 74 |
| 9 | 51 | 74 | 91 | 90 | 50 | 37 | 52 | 89 | 56 | 84 |
| 10 | 64 | 85 | 79 | 71 | 29 | 20 | 29 | 70 | 80 | 61 |

Примечания. Числа по диагонали обозначают количество видов и подвидов для каждого типа лесной растительности; в нижней от диагонали половине таблицы даны значения степени общности (%) малакокомплексов, в верхней — меры включения, вычисленные соответственно по индексам Чекановского — Сьеренсона и Шимкевича—Симпсона (Песенко, 1982).

степени общности и меры включения часто превышают 50 %) из-за включения в их состав множества общих моллюсков и сравнительно небольшого числа характерных видов с узкой вертикальной приуроченностью. Значительно больше своеобразие фауны выражено в верхнем лесном поясе, где заметно выше роль высокогорных эндемиков. Малакокомплексы субальпийской растительности представляют собой обедненный вариант малакофауны ниже расположенных ельников.

Вертикальная поясность нередко нарушается локальными климатическими проявлениями и особенностями рельефа. Так, вследствие горнодолинной циркуляции воздуха и температурных инверсий, малакокомплексы широколиственных лесов поднимаются по широким долинам. Напротив, полувысокогорные и бореальные виды опускаются даже в полосу широколиственных лесов, где обитают во влажных местах возле ручьев и потоков, узких долин и межгорий. Вдали от равнины, куда теплые воздушные массы не проникают, в узких и глубоких долинах и котловинах, замкнутых со всех сторон горами, ельники и смешанные леса с высокогорными и полувысокогорными моллюсками опускаются ниже, чем в других местах Карпат. Некоторое нарушение зональности бывает связано также с экспозицией горных склонов: обычно на южных склонах теплее и суше, чем на северных. По целому ряду причин на северо-восточных макросклонах Карпат ельники и смешанные леса с их малакофауной имеют гораздо большую вертикальную ширину, чем на юго-западных макросклонах, где они выражены на самых высоких горных хребтах. Соответственно наблюдается и вертикальное перераспределение определенных групп моллюсков. Однако действие всех перечисленных причин, нарушающих вертикальную поясность постепенно уменьшается с высотой и в высокогорье проявляется слабо.

Байдашников А. А. Наземные моллюски Закарпатской области и их распространение по основным ландшафтам и растительным сообществам // Тр. Зоол. ин-та АН СССР.— 1985.— 135.— С. 44—66.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях.— М.: Наука, 1982.— 288 с.

Шеляг-Сосонко Ю. Р., Андриенко Т. Л. Растительность Украины // Природа Украинской ССР. Растительный мир.— Киев: Наук. думка, 1985.— С. 130—200.

Bąkowski J. Mięczaki Galicyjskie. Odbitka z Kosmosu.— Lwow, 1885.— 103. s.

Traxler L. A Munkacs Környékén élő házias csigák és kagylók rendszeres jegyzéke // Természettudományi Füzetek.— Budapest, 1894.— 17, N 3/4.— S. 85—92.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 23.03.87